581.4
K78b

KNY

MARKSTRAHLEN DICOTYLER HOLZGEWÄCHSE

THE UNIVERSITY
OF ILLINOIS
LIBRARY
581.4
K78b

Separatabdruck aus den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft.
Jahrgang 1890, Band VIII, Heft 6.

3154154

18. L. Kny: Ein Beitrag zur Kenntniss der Markstrahlen dicotyler Holzgewächse.

(Mit Tafel XIII.)

Eingegangen am 21. Juni 1890.

Die Markstrahlen der dicotylen Holzgewächse werden, hauptsächlich auf Grund der Untersuchungen von TH. HARTIG [1]) und von SANIO [2]), in den Lehrbüchern [3]) als Gewebeplatten beschrieben, deren Zellen sämmtlich oder doch zum grösseren Theile in radialem Sinne überwiegend gestreckt sind und in dieser Richtung den Verkehr der plastischen Substanzen im Holzkörper vermitteln.

Was an Ausnahmen von diesem einfachen Schema bisher bekannt geworden ist, beschränkt sich auf wenige Fälle. Sehen wir von den klimmenden Pflanzen ab, deren Holzkörper auch in anderer Beziehung vieles Eigenartige zeigt, so beziehen sich die beschriebenen Abweichungen hauptsächlich auf Aenderungen in der Richtung des grössten Durchmessers der Markstrahlzellen. Nach DE BARY [4]) liegt derselbe bei *Asclepiadeen (Periploca*, *Hoja*, *Asclepias curassavica)*, *Nerium*, *Drimys Winteri*, *Medinilla farinosa* in der Längsachse des Sprosses; in den Markstrahlen von *Camellia japonica* sind die Zellen gruppenweise liegend und aufrecht. Letztere Eigenthümlichkeit findet sich nach PAUL SCHULZ [5]) auch bei *Salix*, *Cornus mas*, *Philadelphus*

---

1) Beiträge zur vergl. Anatomie der Holzpflanzen (Botan. Zeitung, 1859, p. 94, Spalte 2).

2) Vergl. Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers (Botan. Zeitung, 1863, p. 127, Sp. 1).

3) Vergl. z. B. HABERLANDT, Physiolog. Pflanzen-Anatomie (1884), p. 359; SACHS, Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie, 2. Aufl. (1887), p. 165; VAN TIEGHEM, Traité de botanique, 2. éd., p. 816.

4) Vergl. Anatomie etc. (1877), p. 501.

5) Das Markstrahlengewebe und seine Beziehungen zu den leitenden Elementen des Holzes (Berliner Inaug. Dissertation), 1882, p. 18—20.

381.4
K78b

verrucosus und *Ph. coronarius*, nach MICHAEL[1]) bei *Caprifoliaceen*, *Compositen* und *Rubiaceen*, nach SOLEREDER[2]) bei *Hamamelideen* und nach EMIL KNOBLAUCH[3]) bei *Lauraceen*.

Die Vertheilung der genannten Familien im natürlichen System liess vermuthen, dass der complicirtere Bau der Markstrahlen, wie er sich in der Zusammensetzung aus zweierlei verschiedenen Zellen ausspricht, wahrscheinlich eine viel weitere Verbreitung haben werde. Meine Untersuchungen, welche sich bisher auf eine immerhin noch beschränkte Zahl von Laubhölzern erstrecken, haben dies vollkommen bestätigt.

Bevor ich zur Mittheilung der eigenen Befunde übergehe, möchte ich eine kurze, die Nomenclatur der Markstrahlzellen betreffende Bemerkung vorausschicken.

In dem Aufsatze „Einige fossile Hölzer Preussens nebst kritischen Bemerkungen über die Anatomie des Holzes und die Bezeichnung fossiler Hölzer“ hat CASPARY[4]) den aufrechten Markstrahlzellen den Namen „Kantenzellen“ gegeben, weil dieselben bei Markstrahlen von ungleichartigem Bau gewöhnlich den Rand derselben in einem bis mehreren Stockwerken einnehmen. So sehr dieser Name sich durch seine Kürze empfiehlt, kann er nicht wohl beibehalten werden; denn in den hohen Markstrahlen vieler Hölzer kommen Zellen von gleicher Beschaffenheit nicht nur an den Enden, sondern auch in einer oder in mehreren mittleren, zwischen die liegenden Zellen eingeschalteten Bändern vor. Nicht bezeichnender ist der Ausdruck „Kantenzellen“ dann, wenn, wie dies besonders bei einschichtigen Markstrahlen sehr häufig vorkommt, ein Markstrahl ganz aus aufrechten Zellen besteht. Aber auch die von DE BARY eingeführte Bezeichnung „aufrechte Zellen“ ist zu verwerfen, weil bei diesen Zellen der Längendurchmesser den Radialdurchmesser keineswegs immer übertrifft.

Da der Character derjenigen Markstrahlzellen, welche gewöhnlich in der Richtung des Längendurchmessers überwiegend gestreckt sind, viel weniger in ihrer Form, als vielmehr in ihrem lückenlosen Zusammenschlusse liegt, werde ich sie im Folgenden „Markstrahl-Palissaden“ oder, da eine Verwechselung mit den Palissadenzellen des Blattes hier nicht zu besorgen ist, schlechthin „Palissaden“ nennen. Diese Bezeichnung umfasst auch CASPARY's „Hüllzellen“[5]). Um für die meist radial gestreckten, von DE BARY „liegende Zellen“

---

1) Vergl. Untersuchungen über den Bau des Holzes der Compositen, Caprifoliaceen und Rubiaceen (Leipziger Inaugural-Dissertation), 1885, p. 8—12.

2) Ueber den systematischen Wert der Holzstructur bei den Dicotyledonen, 1885, p. 25.

3) Anatomie des Holzes der Laurineen (Flora, 1888, p. 363).

4) Schriften der physik.-ökonomischen Gesellschaft von Königsberg, 1887, p. 27.

5) l. c., pag. 28.

genannten Markstrahlzellen einen bezeichnenden Ausdruck zu haben, werde ich dieselben mit Rücksicht darauf, dass ihr Hauptcharacter in den zwischen ihren Stockwerken quer verlaufenden engen Intercellularen liegt, „Markstrahl-Merenchymzellen“ oder kurz Merenchymzellen nennen.

Um die characteristischen Merkmale der beiderlei Zellformen, welche die Markstrahlen zahlreicher Hölzer zusammensetzen, leichter aufzufassen, wird es sich empfehlen, zunächst ein Beispiel genauer vorzuführen und an dieses dann eine Uebersicht der anderen bisher darauf untersuchten Arten zu knüpfen. Als erstes Beispiel wähle ich *Salix fragilis*.

Die Markstrahlen von *Salix fragilis* sind fast stets in ihrer ganzen Höhe einschichtig. Sehr selten fand ich auf tangentialen Längsschnitten zwei Merenchymzellen in einem der mittleren Stockwerke neben einander.

Die bei weitem meisten Markstrahlen sind aus beiderlei Zellen zusammengesetzt. Deren Vertheilung zeigt in soweit eine gewisse Regelmässigkeit, als jede der beiden Kanten aus einem oder mehreren Stockwerken von Palissaden besteht. Bei höheren Markstrahlen streichen ausserdem durch die mittlere Region ein oder mehrere isolirte Bänder von Palissaden, von denen jedes ein oder mehrere Stockwerke hoch sein kann. Jedes Stockwerk besteht in den äusseren Jahresringen älterer Aeste gewöhnlich aus einerlei Zellen (Taf. XIII, Fig. 1); zuweilen sieht man aber in der Richtung von der Achse des Internodiums nach dessen Peripherie eine Palissadenreihe sich in eine oder zwei übereinanderliegende Reihen von Merenchymzellen fortsetzen. (Fig. 2, bei *a*). Der Anschluss zweier Merenchymreihen an eine Palissadenreihe ist der häufigere Fall, weil die Merenchymzellen an Höhe gegen die Palissaden meist zurückstehen. Einen Uebergang von Merenchymzellen in Palissaden in der Richtung nach dem Cambium habe ich viel seltener beobachtet.

Der innerste, in der Region der Spiralgefässe liegende Theil der Markstrahlen besteht ausschliesslich aus langgestreckten Palissaden; erst weiter nach aussen sieht man mehr und mehr Reihen von Merenchymzellen in der beschriebenen Weise auftreten. Es ergiebt sich hieraus, dass der durchschnittliche Gehalt der Markstrahlen an beiderlei Zellen sich von innen nach aussen zu Gunsten der Merenchymzellen ändert. Bis zum wievielten Jahresringe solches der Fall ist, bleibt noch zu untersuchen.

Auch in späteren Jahresringen mehrjähriger Zweige kommen, wenn auch selten, Markstrahlen vor, welche nur aus Palissaden bestehen. Solche, welche allein aus Merenchymzellen zusammengesetzt gewesen wären, habe ich bisher nicht beobachtet.

Während beiderlei Zellformen, abgesehen von der durch die Ge-

sammtform der Markstrahlen bedingten Zuschärfung der äussersten Palissadenreihen, in tangentialer Richtung einen annähernd gleichen Durchmesser besitzen (Fig. 3), sind ihre Dimensionen in den anderen Richtungen meist sehr verschiedene.

Die Merenchymzellen sind auf Tangentialschnitten meist nur um ein sehr Geringes höher als breit, in radialer Richtung dagegen stark gestreckt (Figg. 1—3, bei M). Im Frühlingsholze übertrifft der Radialdurchmesser den Längendurchmesser nicht selten um das 4- bis 7-fache; gegen die Herbstgrenze wird der Unterschied im Allgemeinen erheblich geringer. Bei den Palissaden dagegen überwiegt meist der Längendurchmesser den Radialdurchmesser um das $1^1/_2$- bis 3-fache. Dies ist indess nicht ausnahmslos der Fall. Es können die Palissaden sogar auch ein wenig radial gestreckt sein; doch pflegen sie dann immer noch höher zu sein als die ihnen nächstliegenden Merenchymzellen. (Siehe in der Fig. 1 die auf dem Gefäss [*G*] liegenden Palissaden).

Die Membranen der Merenchymzellen sind nur mässig verdickt, im Ganzen aber um ein sehr Geringes dickwandiger als die Palissaden. Wo sie Gefässen anliegen, ist ihre Membran tüpfelfrei.[1]) Ihre Horizontalwand ist hier der Regel nach etwas stärker verdickt (Fig. 1, bei *c*). An den Berührungsstellen mit Libriformzellen findet man selten vereinzelte, kleine Tüpfel. Die an Holzparenchym und Ersatzzellen grenzenden Membranen sind mit sparsamen, kleinen Tüpfeln versehen. Unter sich stehen die Merenchymzellen desselben Stockwerkes durch reichliche Tüpfel in Verbindung, so dass die tangentialen Scheidewände, von der Fläche gesehen, ein siebartiges Aussehen erhalten (Fig. 3, die erste Merenchymzelle (*M*) von oben); dagegen ist die Verbindung zwischen den Merenchymzellen übereinanderliegender Stockwerke eine viel sparsamere. Die meisten der auf der oberen und unteren Wand der Merenchymzellen befindlichen Tüpfel zielen auf die kleinen, im Tangentialschnitte dreieckigen Intercellularen hin, welche sich zwischen je zwei übereinanderliegenden Stockwerken und den ihnen seitlich angrenzenden Elementarorganen befinden (Fig. 3, *M*, *M*). Betrachtet man eine dieser oberen oder unteren Wände der Merenchymzellen auf Querschnitten durch den Holzkörper von oben, so sieht man ihre meisten Tüpfel nahe den Scheidewänden mehr oder weniger regelmässig zu Reihen angeordnet; nur in geringer Zahl finden sie sich in dem von diesen eingefassten Mittelraume (Fig. 4, zwischen *M* und *M*). Auf Radialschnitten durch frisch geschnittenes Holz treten die erwähnten lufthaltigen Intercellularräume als schwarze Linien zwischen den übereinanderliegenden Reihen von Merenchymzellen auf das Deutlichste hervor. Die nach

1) Vergl. auch Paul Schulz, l. c., pag. 18.

oben und unten diesen Intercellularen angrenzenden Tüpfel brauchen sich ihrer Lage nach nicht genau zu entsprechen, können vielmehr beliebig alterniren und verschieden zahlreich sein; doch kommt natürlich gelegentlich auch ein genaues Zusammentreffen vor.[1]) (Fig. 1, mittlerer Theil).

Die Palissadenzellen sind vor den Merenchymzellen nicht nur durch abweichende Form und durch ihre im Ganzen etwas dünnere Membran, sondern auch durch abweichende Tüpfelung und, was bisher unbeachtet geblieben ist, durch Mangel der Intercellularen an der Grenze zweier übereinanderliegenden Stockwerke ausgezeichnet. Zwischen einer Reihe von Merenchymzellen und einer sich ihr anschliessenden Reihe von Palissaden sind die Intercellularen meist schwach entwickelt.

Wo Palissaden an Gefässen vorüberstreichen, zeigt die Wandung ein scharf gezeichnetes Gitterwerk, zwischen dessen Stäben Tüpfel von unregelmässig-polygonalem oder -ovalem Umrisse frei bleiben (Figg. 1 und 2). Die Stäbe zeigen, wenn sie senkrecht vom Schnitte getroffen sind, ein den Eisenbahnschienen ähnliches Profil, insofern, als sie von der Basis nach der freien gerundeten Kante an Breite zunehmen; die Tüpfel müssen also als schwach behöft bezeichnet werden (Fig. 3). Wo Palissaden an Libriformzellen grenzen, ist die Membran von vereinzelten, kleinen, schief spaltenförmigen Tüpfeln durchsetzt; wo sie mit Holzparenchymzellen oder Ersatzzellen (welch' letztere selten vorkommen) zusammentreffen, führen sie eine grössere Zahl kleiner Tüpfel von mehr isodiametrischem Grundrisse.

Die Palissaden desselben sowie die der benachbarten Stockwerke stehen durch zahlreiche, kleine Tüpfel von rundlichem Grundrisse mit einander in Verbindung. Auf den Tangentialwänden sind sie im Ganzen reichlicher vertreten, als auf den etwas weniger verdickten Querwänden (Figg. 1 und 2). Bei Verfolgung einer Reihe von Palissaden auf einem radialen Holzschnitte ist es unverkennbar, dass zwischen denjenigen Palissaden, welche zu mehreren einem grossen Gefässe angrenzen und nach diesem hin das characteristische Gitterwerk zeigen, die Tangential- und Querwände etwas grössere Tüpfel führen, als zwischen den übrigen Palissaden (Fig. 1, bei *a* und *b*). Es deutet dies

---

1) Das regelmässige Auftreten radial verlaufender Intercellularen zwischen den Zell-Stockwerken der Markstrahlen wurde zuerst von Russow (Zur Kenntniss des Holzes, insbesondere des Coniferenholzes, Botan. Centralblatt, XIII (1883), No. 1—5, p. 35 des Sonderabdr.) betont. Russow giebt auch bereits an, „dass nicht an jedem Radialschnitte an sämmtlichen Markstrahlen ein continuirlicher Verlauf der mit Luft erfüllten Intercellularen aus dem Holz durch das Cambium bis in die Rinde wahrnehmbar ist.“ Der Zusammenhang dieser Thatsache mit dem Dimorphismus der Markstrahlzellen wird von ihm nicht erwähnt.

auf ein grösseres Communicationsbedürfniss zwischen benachbarten Palissaden in der Nähe der Gefässe hin.

Nachdem im Vorstehenden die Markstrahlen von *Salix fragilis*, wo sämmtliche characteristischen Eigenschaften der Palissaden und Merenchymzellen sehr klar hervortreten, genauer beschrieben wurden, sollen die wichtigsten der bisher bei anderen dicotylen Holzgewächsen von mir beobachteten Verhältnisse in dieser vorläufigen Mittheilung in Kürze berührt werden.

In der relativen Häufigkeit, mit welcher beiderlei Elementarorgane in den Markstrahlen vertreten sind, kommen nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern auch in verschiedenen Regionen des Holzkörpers derselben Art mannichfache Verschiedenheiten vor.

Als Thatsache von besonderem Interesse sei zunächst hervorgehoben, dass auch bei mehreren anderen darauf untersuchten Arten (z. B. *Cornus mas* und *Lonicera tatarica*) festgestellt wurde, dass in der Region der ersten Gefässe die Markstrahlen nur aus Palissaden bestehen, und dass sich erst weiter nach aussen Merenchymzellen einfinden. Der Wechsel vollzieht sich gewöhnlich derart, dass zwei Stockwerke von Merenchymzellen je ein Stockwerk von Palissaden fortsetzen, seltener so, dass eine Reihe von Palissaden in eine solche von Merenchymzellen einfach übergeht. Hierdurch, sowie durch ein gelegentlich auch beobachtetes gegentheiliges Verhalten der Markstrahlreihen wird ein fortwährender Wechsel in der Zusammensetzung desselben Markstrahles auf seinem Verlaufe von der Markkrone zum Cambium bedingt. In den ersten Jahresringen kommen solche Aenderungen häufiger als später vor.

Nicht minder gross sind die Verschiedenheiten in der Zusammensetzung der Markstrahlen bei verschiedenen Laubhölzern. In gewissen Fällen, wie bei *Aesculus Hippocastanum*[1]), sah ich die Merenchymzellen an Zahl überwiegen und die Palissaden gewöhnlich auf den oberen und unteren Rand beschränkt; bei anderen Arten, wie bei *Nerium Oleander* und *Drimys Winteri* treten die Merenchymzellen den Palissaden gegenüber so sehr zurück, dass ein so ausgezeichneter Beobachter, wie DE BARY[2]), erstere ganz übersehen konnte. Bei *Nerium* treten die Merenchymzellen besonders an solchen Stellen hervor, wo die sonst einschichtigen Markstrahlen gelegentlich mehrschichtig werden. Diese Partieen bestehen gewöhnlich ganz oder zum Theil aus ihnen; seltener finden sich hier ausschliesslich Palissaden. Bei *Drimys* gab das mir zugängliche frische Material von *Dr. Winteri*, das aus wenigjährigen Zweigen bestand, weniger instructive Bilder, als von

1) Es wurden hier und bei den anderen im Folgenden zu erwähnenden Arten, falls nichts Anderes gesagt ist, die letzten Jahresringe mehrjähriger Zweige untersucht.

2) Vergl. Anatomie, p. 501.

PHILIPPI aus Valdivia zugesandte, durch die Freundlichkeit des Herrn Professor ENGLER aus dem hiesigen botanischen Museum mir zugängliche Stammstücke von *Drimys chilensis*. Hier waren in den hohen mehrschichtigen Markstrahlen in der Grundmasse von Palissaden einzelne Reihen stark radial gestreckter Merenchymzellen verstreut, und es fanden sich ausserdem mehrfach Uebergangsformen zwischen beiden.

Wo die Markstrahlen der Regel nach einschichtig sind, wie bei den untersuchten Arten von *Salix*, bei *Populus italica*, *Rhus typhina*, *Hamamelis virginica*, *Aesculus Hippocastanum*, beschränkt sich die Mannichfaltigkeit in der Anordnung der beiden Componenten auf deren verschiedene Aufeinanderfolge in verticaler Richtung. Als Regel kann hierbei nach meinen bisherigen Erfahrungen gelten, dass, wo nicht eine Art von Zellen den Markstrahl allein zusammensetzt, die Palissaden bei kürzeren Markstrahlen nur beide Kanten in einem oder mehreren Stockwerken einnehmen, dass bei längeren Markstrahlen gewöhnlich hierzu aber noch ein oder mehrere mittlere Bänder von Palissaden treten.

Kommen in demselben Holze einschichtige und mehrschichtige Markstrahlen zwischen einander vor, so sind die einschichtigen Markstrahlen der Regel nach nur aus Palissaden zusammengesetzt, während an dem Aufbau der mehrschichtigen Markstrahlen sich Palissaden und Merenchymzellen betheiligen. So z. B. bei *Cornus mas*, *Camellia japonica*, *Deutzia scabra*, *Drimys Winteri*, *Ilex Aquifolium*, *Lonicera tatarica*, *Olea europaea*, *Sambucus nigra*, *Staphylea pinnata*, *Symphoricarpus racemosus*, *Viburnum Lantana*. Merenchymzellen fehlen hier in den einschichtigen Markstrahlen entweder ganz oder treten doch nur ausnahmsweise auf. In grösserer Zahl wurden Merenchymzellen in hohen einschichtigen Markstrahlen von *Laurus nobilis*, *Nerium Oleander* *Parrotia persica* und *Rhus typhina* gefunden. Sie nehmen dann meist mittlere Stellung ein, kommen aber bei *Nerium Oleander* ausnahmsweise auch an einer der Kanten vor.

Bei *Rhus typhina* wurden gelegentlich auch einschichtige Markstrahlen beobachtet, welche nur aus Merenchymzellen bestanden.

Die mehrschichtigen Markstrahlen sind auch in der Längsrichtung gewöhnlich ausgedehnter als die einschichtigen, und zwar durchschnittlich um so mehr, je zahlreichere Zellschichten sie in ihren stärksten Theilen enthalten. Letzterer Punkt ist bekanntlich auch bei derderselben Art grossen Schwankungen unterworfen. Auf Tangentialschnitten sieht man sie entweder von dem mittleren, stärksten Theile gegen die beiden Ränder sich rasch zuschärfen, so dass die Kanten nur durch ein oder wenige einschichtige Stockwerke gebildet werden (*Sambucus nigra*); oder die mehrschichtigen, im mittleren Theile stärksten Partieen dieser Markstrahlen setzen sich nach oben und unten in einschichtige Zellplatten von oft sehr erheblicher Länge fort (*Coffea*

arabica, Cornus sanguinea, Lonicera tatarica). In beiden Fällen kann jeder mehrschichtige Markstrahl entweder nur einmal in seiner Mitte zu grösserer Stärke anschwellen, oder es können die Anschwellungen sich ein- oder mehrmal wiederholen. Es gewährt dann ganz den Anschein, als seien solche Markstrahlen aus der Verschmelzung mehrerer einfachen Markstrahlen hervorgegangen.

In ihren einschichtigen Partieen verhalten sich die mehrschichtigen Markstrahlen den einschichtigen ähnlich, insofern sie hier der Regel nach ganz oder doch zum grösseren Theile aus Palissaden bestehen. Ihr mehrschichtiger Theil kann entweder, wie dies bei geringer Dicke am häufigsten der Fall ist, ganz oder fast ganz aus Merenchymzellen bestehen (*Cornus mas, Olea europaea, Parrotia persica, Rhus typhina, Staphylea pinnata*), oder er ist aus beiderlei Zellenarten zusammengesetzt. Wo Letzteres der Fall ist, sieht man die Merenchymzellen den mittleren Theil, die Palissaden entweder vereinzelt oder in geschlossener Schicht die Peripherie des Markstrahles auf Tangentialschnitten einnehmen. Es sind dies die von CASPARY[1]) erwähnten „Hüllzellen". Ich fand solche in verschiedener Gruppirung z. B. bei *Coffea arabica, Deutzia scabra, Drimys Winteri, Ilex Aquifolium, Nerium Oleander, Philadelphus coronarius, Ribes rubrum, Rosa virginiana, Sambucus nigra.* Zwischen Palissaden und Merenchymzellen kommen hier auch wohl Zwischenstufen vor. Dass der mehrschichtige Theil eines Markstrahles nur aus Palissaden besteht, wurde zuweilen bei *Symphoricarpus racemosus* beobachtet.

Wo Palissaden und Merenchymzellen sich überhaupt scharf unterscheiden lassen, sind sie besonders durch drei Eigenschaften characterisirt:

1. durch ihre Form,
2. durch die Tüpfelung ihrer Membranen in unmittelbarer Nachbarschaft der Gefässe und
3. durch das Fehlen bezw. Vorhandensein von Intercellularen.

Von diesen 3 Merkmalen ist das dritte nach meinen bisherigen Erfahrungen das durchgreifendste.

Was die Form anbetrifft, so sind die Palissaden meist in der Längsrichtung, die Merenchymzellen meist in radialer Richtung am stärksten gestreckt. Doch erleidet diese Regel bei beiderlei Zellen Ausnahmen.

Schon bei solchen Hölzern, bei welchen die Palissaden für gewöhnlich einen sehr überwiegenden Längendurchmesser besitzen (z. B. *Coffea arabica, Cornus sanguinea, Nerium Oleander, Olea europaea*) kommt es gelegentlich vor, dass innerhalb desselben Stockwerkes in einer oder mehreren benachbarten Palissaden frühzeitig eine Quer-

1) l. c., pag. 28.

theilung eintritt. Der Längendurchmesser kann in Folge dessen bei einer oder beiden Theilzellen hinter dem Radialdurchmesser zurückstehen. Solche Zellenpaare haben ihren Character im Uebrigen nicht geändert, so dass es gänzlich unzulässig sein würde, ihnen eine verschiedene Qualität zuzusprechen. Bei gewissen Arten ist aber überhaupt der Unterschied im mittleren Längendurchmesser von Palissaden und Merenchymzellen ein sehr geringer *(Populus italica, Aesculus Hippocastanum)*. Sehr häufig kommen zwischen Radialreihen längerer solche kürzerer Palissaden vor, welche in der Form an gewöhnliche Merenchymzellen erinnern.

Was die Merenchymzellen betrifft, so erleidet die Regel, dass ihr radialer Durchmesser der grösste ist, sehr zahlreiche Ausnahmen in der Herbstregion der Jahresringe. Hier nehmen die Elemente der Markstrahlen, insbesondere die Merenchymzellen, sehr gewöhnlich an der radialen Verkürzung der übrigen Holzbestandtheile Theil.

Das oben an zweiter Stelle angedeutete Merkmal ist die Communication zwischen Gefässen und Palissaden durch Tüpfel. Bei denjenigen Arten, wo solche allein bei Palissaden und nicht auch bei Merenchymzellen vorkommen, geben sie, wie die Figuren 1 und 2 unserer Tafel zeigen, den radialen Holzschnitten ein höchst characteristisches Aussehen. Ihr Fehlen an den Merenchymzellen scheint innerhalb der Art in späteren Jahresringen fast immer constant zu sein. Ausser bei den *Salix*-Arten und bei *Populus italica* vermisste ich Tüpfelung der Merenchymzellen noch bei *Camellia japonica*, *Cornus mas*, *Aesculus Hippocastanum*, *Hamamelis virginica*. Den genannten Arten stehen aber unter den von mir untersuchten zahlreichere gegenüber, bei denen sowohl Palissaden als Merenchymzellen mit den Gefässen durch Tüpfel verbunden sind. So fand ich es bei *Coffea arabica*, *Ilex Aquifolium*, *Laurus nobilis*, *Lonicera tatarica*, *Nerium Oleander*, *Olea europaea*, *Philadelphus coronarius*, *Rosa virginiana*, *Staphylea pinnata*, *Symphoricarpus racemosus*, *Viburnum Lantana*.

Das dritte und bei weitem sicherste Unterscheidungsmerkmal sind die radial verlaufenden, fast immer sehr feinen, lufthaltigen Intercellularen. Bisher fand ich dieselben niemals zwischen übereinander liegenden Stockwerken characteristisch ausgebildeter Palissaden, während ihr Vorhandensein zwischen typischen Merenchymreihen sich stets feststellen liess. Auf Radialschnitten durch frisches Holz verrathen sie ihre Anwesenheit durch schwarze Linien.

Die Anwesenheit lufthaltiger Intercellularen zwischen den Stockwerken von Merenchymzellen bedingt die Bildung der oben bei *Salix fragilis* beschriebenen, eigenartigen Tüpfel, welche die Membranen in der Nähe des Zwischenzellganges durchsetzen, um die Durchlüftung des Zellinhaltes zu erleichtern. Diese Tüpfel treten auf allen Schnitten

deutlich hervor. Steht ihre Längsachse im microscopischen Präparate annähernd senkrecht zur Ebene des Objectträgers, so ist ihre reihenförmige Anordnung ohne Weiteres ersichtlich. Bei den anderen Tüpfeln, welche Merenchymzellen derselben Reihe oder solche übereinanderliegender Stockwerke behufs Austausches flüssiger Stoffe verbinden, ist eine reihenförmige Anordnung nicht wahrzunehmen.

Bei den Palissaden fehlen mit den Intercellularen auch die in die Kanten der Zellen auslaufenden Tüpfel. Dagegen bestehen sowohl zwischen Palissaden desselben Stockwerkes als zwischen Palissaden oder Merenchymzellen benachbarter Stockwerke Verbindungen durch reichliche Tüpfel.

Fragen wir nach der physiologischen Bedeutung, welche die Sonderung der Markstrahlen in zweierlei Gewebeformen besitzt, so werden wir uns zu erinnern haben, dass das Hauptmerkmal, welches die Palissaden von den Merenchymzellen unterscheidet, nämlich der Mangel der Intercellularen, gewöhnlich auch den Holzparenchymzellen zukommt.

Der Unterschied zwischen Holzparenchym und Markstrahlen, welche im Uebrigen ja nächstverwandte Gewebeformen darstellen, besteht bekanntlich darin, dass die Markstrahlen die Bahnen sind, auf welchen die plastischen Substanzen vom Cambium in radialer Richtung bis zu den innersten Partieen des lebenden Holzkörpers geleitet werden, während die Holzparenchymzellen diese plastischen Substanzen von ihnen empfangen, um sie auf kurze Entfernungen Ihresgleichen zu übermitteln und sie zu speichern. Auch die Markstrahlzellen speichern Stärke und anderes plastisches Material; die Speicherung tritt aber bei ihnen der Leitung gegenüber in zweite Linie, während sie für die Holzparenchymzellen die Hauptfunction darstellt.

Bei der Aehnlichkeit der Markstrahl-Palissaden mit den Holzparenchymzellen lag die Vermuthung nahe, es möchten sich beide bis zu einem gewissen Grade gegenseitig ausschliessen. In strenger Form ist dies allerdings nicht der Fall; denn selbst in Hölzern, wo die Palissaden gegenüber den Merenchymzellen so stark vorherrschen, wie bei *Drimys Winteri*, fehlt das Holzparenchym nicht, wie irrthümlich angegeben wird [1]), gänzlich, sondern ist nur sehr sparsam vorhanden. Bei *Nerium Oleander* und *Pterocarya fraxinifolia* sind sogar Palissaden und Holzparenchym reichlich neben einander vertreten. Bei einer grösseren Zahl der von mir untersuchten Arten ist aber da, wo reichlich Palissaden gebildet werden, nur sparsames Holzparenchym vorhanden. Beispiele bieten die *Salix*-Arten, *Rosa virginiana*, *Rhamnus cathartica*, *Sambucus nigra*.

Sind die Merenchymzellen ihrer vollkommeneren Durchlüftung wegen

1) Joseph Möller, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Holzes (1876) p. 70, und de Bary, Vergleichende Anatomie (1877) p. 505.

für rasche stoffliche Umsetzungen und für die Leitung plastischer Substanzen in der That besser geeignet als die Palissaden, so liess sich erwarten, dass die Umsetzung der in den Markstrahlen aufgespeicherten Stärke im Frühjahr zuerst in den Merenchymzellen und demnächst erst in den Palissaden erfolgen werde. Um dies zu prüfen, wurden kurze Zeit vor dem Austreiben der Knospen zahlreiche Zweige von *Salix fragilis, Cornus mas* und *Lonicera tatarica* in ein geheiztes Zimmer gebracht. Als nach etwa 8—14-tägigem Verweilen in einem Wassergefässe, nachdem die untere Schnittfläche mehrmals erneuert worden war, die jungen Triebe sich entwickelt hatten, zeigte die Untersuchung der mehrjährigen Internodien die Merenchymzellen der letzten Jahresringe von Stärke ganz oder zum grösseren Theile entleert, während die Palissaden desselben Markstrahles noch reichlich Stärke enthielten. Später wurden dann von denselben Arten Zweige untersucht, welche am Mutterstock im Freien ihre Winterknospen ausgetrieben hatten. Da unter dem Einflusse wechselnder Temperatur aber eine Neubildung der vorher aufgelösten Stärke stattgefunden hatte, waren die microscopischen Bilder hier weniger schlagend, als die durch Untersuchung von im Zimmer gehaltenen Zweigen gewonnenen.

Als Mitte Juni d. J. die Markstrahlen von *Salix fragilis, Cornus mas* und *Lonicera tatarica* auf den Gehalt an Stärke untersucht wurden, zeigten nun, wo die Ablagerung der Stärke im Holzparenchym und den Markstrahlen offenbar schon begonnen hatte, beiderlei Markstrahlzellen einen weniger grossen Unterschied als im Frühjahr; doch war in den Palissaden ein grösserer Stärkegehalt im letzten Jahresringe immerhin deutlich bemerkbar. Als ich Radialschnitte mit der SOLDAINIschen Kupferlösung auf Anwesenheit von Glucose prüfte, zeigten bei *Cornus mas* die Merenchymzellen durch das Cambium bis in das Phloëm hinein einen deutlich grösseren Niederschlag als die Palissaden. Bei *Salix fragilis* und *Lonicera tatarica* trat der Unterschied viel weniger deutlich hervor.

Nach dem Vorstehenden wird die Annahme berechtigt sein, dass die Palissadenzellen der Markstrahlen in physiologischer Beziehung eine Mittelstellung zwischen den Merenchymzellen der Markstrahlen und den Holzparenchymzellen einnehmen. Mit den ersteren haben sie die directe radiale Verbindung nach dem Cambium hin gemein, welche ihnen ermöglicht, plastisches Material von diesem direct zu beziehen; mit letzteren theilen sie meist eine überwiegende Streckung in der Längsrichtung des Internodiums und den Mangel ausgiebiger Durchlüftung. Die Folge der Einschaltung zahlreicherer Tangentialwände wird eine Erschwerung in der Leitung der Assimilate in radialer Richtung, die Folge des Mangels der Intercellularen eine grössere Trägheit in den Stoffwechselprocessen sein.

Bei denjenigen Arten, wo die Gefässe nur mit den Palissaden und

nicht auch mit den Merenchymzellen durch Tüpfel communiciren, wird als weiterer Unterschied in der Function beider wahrscheinlich auch ein ungleiches Verhalten in der Betheiligung am Auftrieb des Wasserstroms hinzukommen. Doch scheint es mir nicht angemessen, in dieses noch sehr hypothetische Gebiet hier näher einzutreten.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren dieser Tafel sind von Herrn Dr. Carl Müller nach meinen Präparaten gezeichnet worden. Figg. 1—3 sind 350-mal, Fig. 4 ist 600-mal vergr.

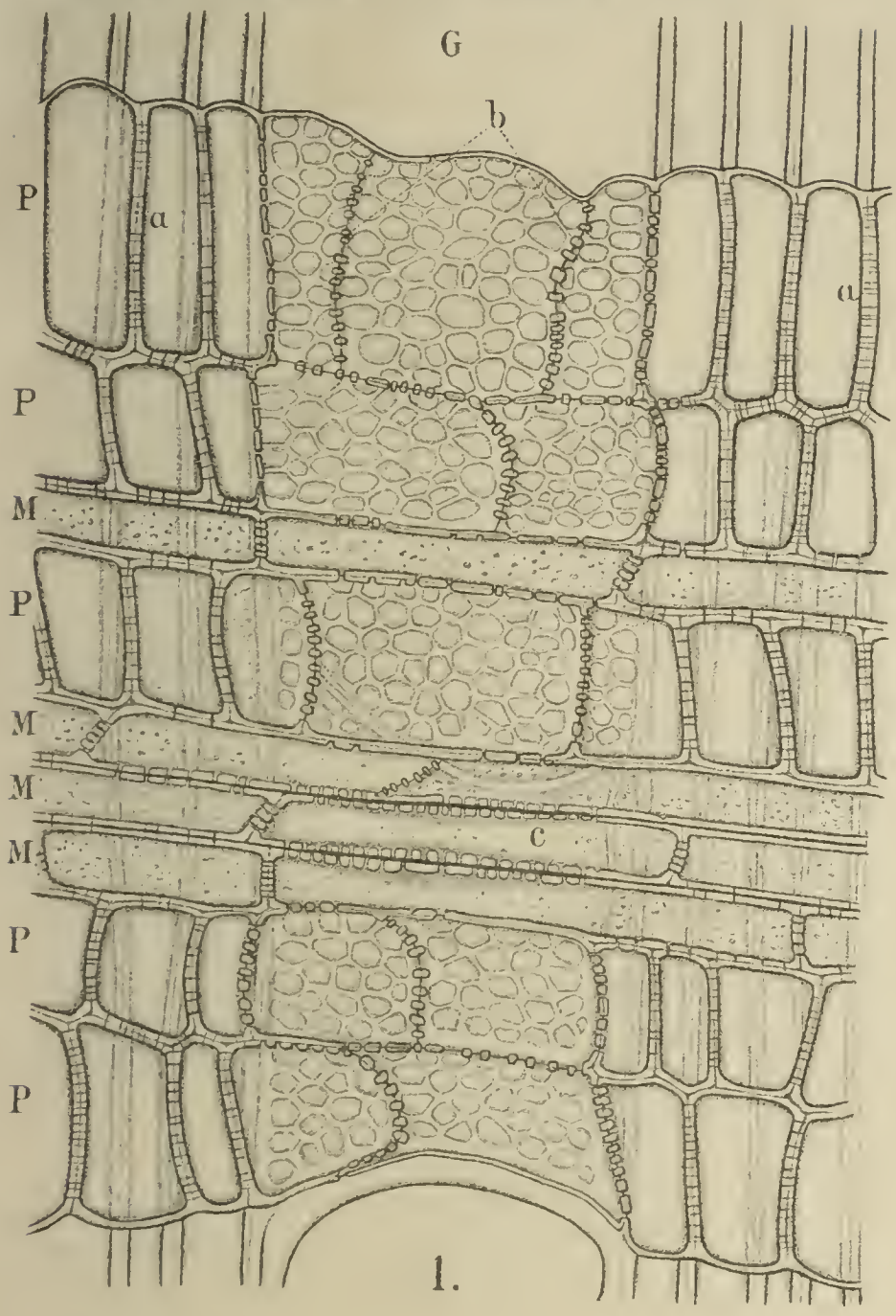
Fig. 1. Stück eines 9 Stockwerke hohen Markstrahles aus einem der letzten Jahresringe eines mehrjährigen Astes von *Salix fragilis*, auf einem radialen Holzschnitte. Auf die oberen beiden Palissadenreihen *(P,P)* folgten nach abwärts eine Reihe Merenchymzellen *(M)*, eine Reihe Palissaden *(P)*, drei Reihen Merenchymzellen *(M, M, M)*, und zuletzt 2 Reihen Palissaden *(P, P)*. Da, wo die Palissaden auf dem ihnen unmittelbar benachbarten Gefässe (*G*) liegen, ist ihre Wandung und die des Gefässes mit grossen, unregelmässig polygonalen, sehr schwach behöften Tüpfeln versehen, welche an anderen Stellen des Markstrahles an den Palissaden vermisst werden. Die auf dem Gefässe liegenden Palissaden zeichnen sich vor ihren Nachbarinnen zur Rechten und Linken ausserdem durch grösseren Radialdurchmesser und dadurch aus, dass die Tüpfel ihrer Quer- und Tangentialwände vergleichsweise gross sind (vergl. bei *a* und bei *b*). Die Merenchymzellen zeigen weder auf dem Gefässe noch auf den Libriformzellen grosse Tüpfel auf ihren Radialwänden. Ihre Horizontalwände sind auf dem Gefässe etwas stärker verdickt als an anderen Stellen (siehe bei *c*). In ihrem gesammten Verlaufe sind sie von engen lufterfüllten Intercellularen begleitet, auf welche die Tüpfel gerichtet sind. Die Tüpfel, welche oberhalb und unterhalb derselben Intercellulare liegen, sind ihrer Lage nach unabhängig von einander.

Fig. 2. Stück eines Markstrahles aus einem der inneren Jahresringe eines mehrjährigen Zweiges von *Salix fragilis*, auf einem radialen Holzschnitte. Im linken Theile der Figur liegen 4 Stockwerke von Palissaden über einander. Das zweitobere derselben löst sich, nachdem es auf dem Wege nach rechts das erste Gefäss (G_1) überschritten, bei *a* in zwei übereinanderliegende Reihen von Merenchymzellen auf.

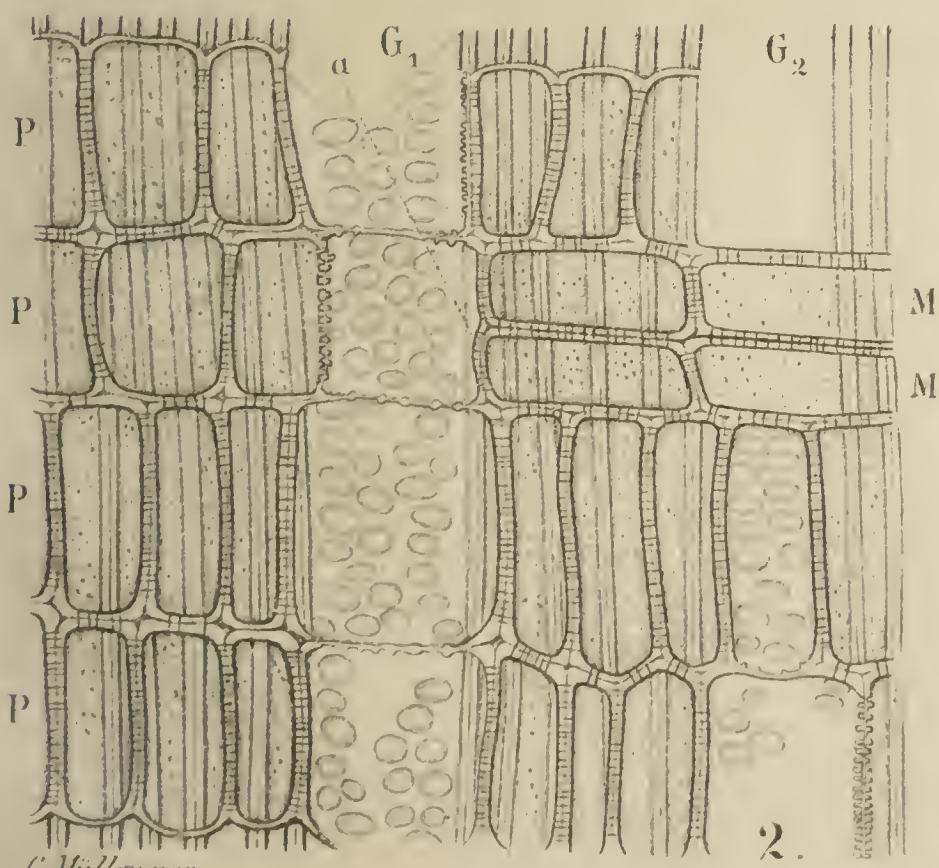
Fig. 3. Stück eines Tangentialschnittes durch einen der letzten Jahresringe eines mehrjährigen Zweiges von *Salix fragilis*. Das grosse mittlere Gefäss ist zur Linken von Libriformzellen, zur Rechten von einem 11 Stockwerke hohen Markstrahl begrenzt. Derselbe besteht, von oben nach unten folgend, aus 2 Stockwerken von Palissaden (*P, P*), 4 Stockwerken Merenchymzellen (*M, M, M, M*), 2 Stockwerken Palissaden (P, P), 2 Stockwerken,

Merenchymzellen (*M*, *M*) und einem Stockwerk Palissaden (*P*). Die Palissaden zeigen sämmtlich in der Nachbarschaft des Gefässes die grossen, beiderseits schwach behöften Tüpfel im Querschnitt. An der Grenze je zweier Merenchymzellen und eines benachbarten Elementarorganes befinden sich die durchschnittenen, feinen Intercellularen. Nach ihnen hin sind in der Membran der Merenchymzellen feine Tüpfel gerichtet.

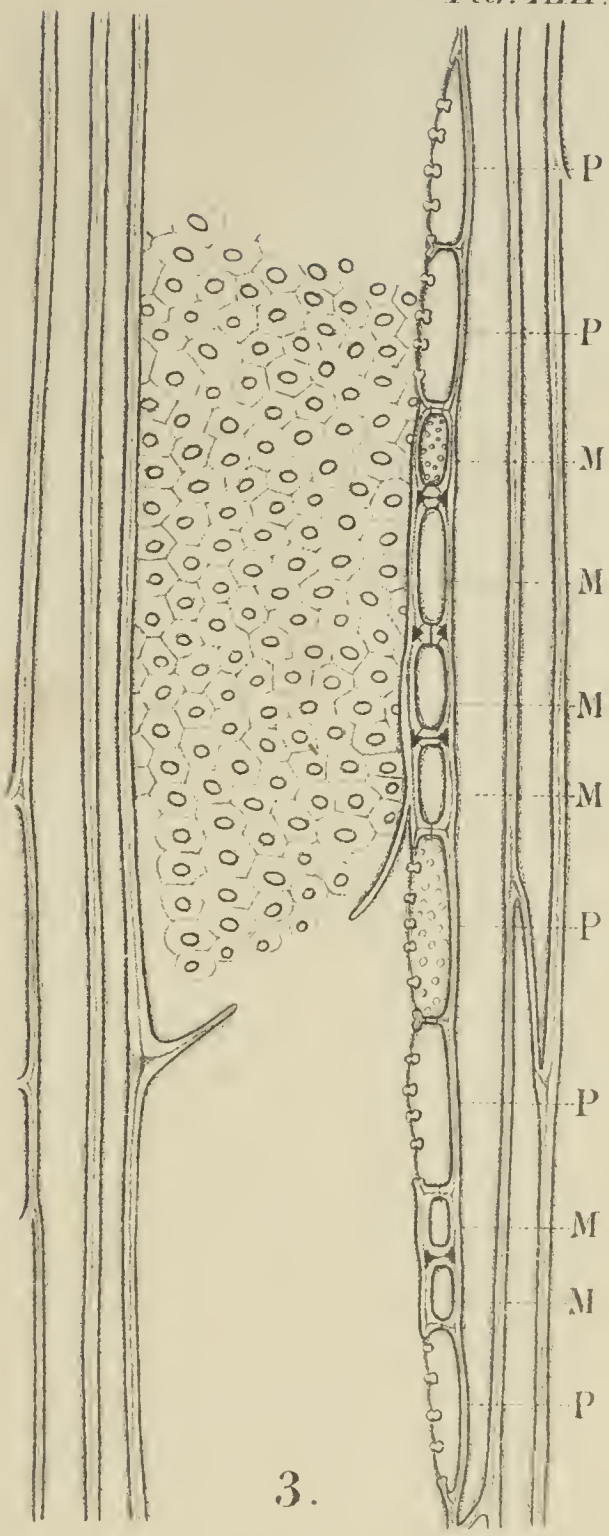
Fig. 4. Stück eines Querschnittes durch das Holz von *Salix fragilis*. Dem Gefäss (*G*) grenzen links eine Merenchymzelle (*M*), oben und rechts Holzparenchymzellen (*H.-P.*), deren Tüpfelung derjenigen der Palissaden ganz ähnlich ist, und rechts-unten Libriformzellen an. In der Merenchymzelle sind die nahe den Seitenrändern reihenförmig angeordneten Tüpfel, welche nach den Intercellularen ausstrahlen, deutlich wahrnehmbar.



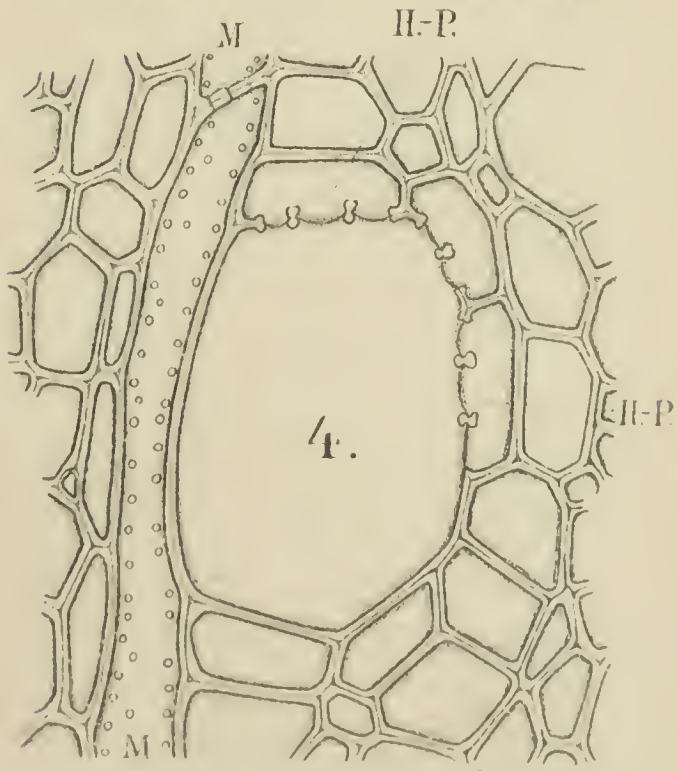
1.



2.



3.



4.

C. Müller gez. *C. Lang lith.*

UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
3 0112 067958899